© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spirula – das unbekannte Wesen aus der Tiefsee

R. HOFFMANN & K. WARNKE

Wir widmen diesen Beitrag Prof. Dr. Malcolm CLARKE,
einem der letzten ganz großen Meeresbiologen.

Zusammenfassung: *Spirula* ist eine der ungewöhnlichsten rezenten Tintenfischarten, da es eine gut ausgebildete, innere, gekammerte Schale besitzt. Aufgrund der Form dieser Schale wird *Spirula* umgangssprachlich auch Posthörnchen genannt. Die Schalen von *Spirula* können in großer Zahl an einigen subtropischen und tropischen Stränden gefunden werden, das eigentliche Tier ist aber schwer zu fangen, da es diurnale Wanderungen in Wassertiefen von etwa 100 m bis ca. 800 m durchführt. In der vorliegenden Arbeit wurde der aktuelle Kenntnistand über *Spirula* zusammengetragen.

Schlüsselwörter: Cephalopoda, Coleoidea, Lebensraum, Lebensweise, *Spirula spirula*

Abstract: ***Spirula* – the unknown deep sea creature.** *Spirula* is one of the most curious of the Recent cephalopod taxa owing to its well-developed, interior, chambered shell. Its common name ram's horn squid or little post horn squid derives from its peculiar, open spired shell. These shells may be found washed upon certain subtropical and tropical beaches in great numbers, whereas the living animal itself is difficult to catch because of its diurnal migration between approximately 100 m to 800 m water depth. The present work is a compilation of our present knowledge on *Spirula*.

Keywords: Cephalopoda, Coleoidea, habitat, mode of life, *Spirula spirula*

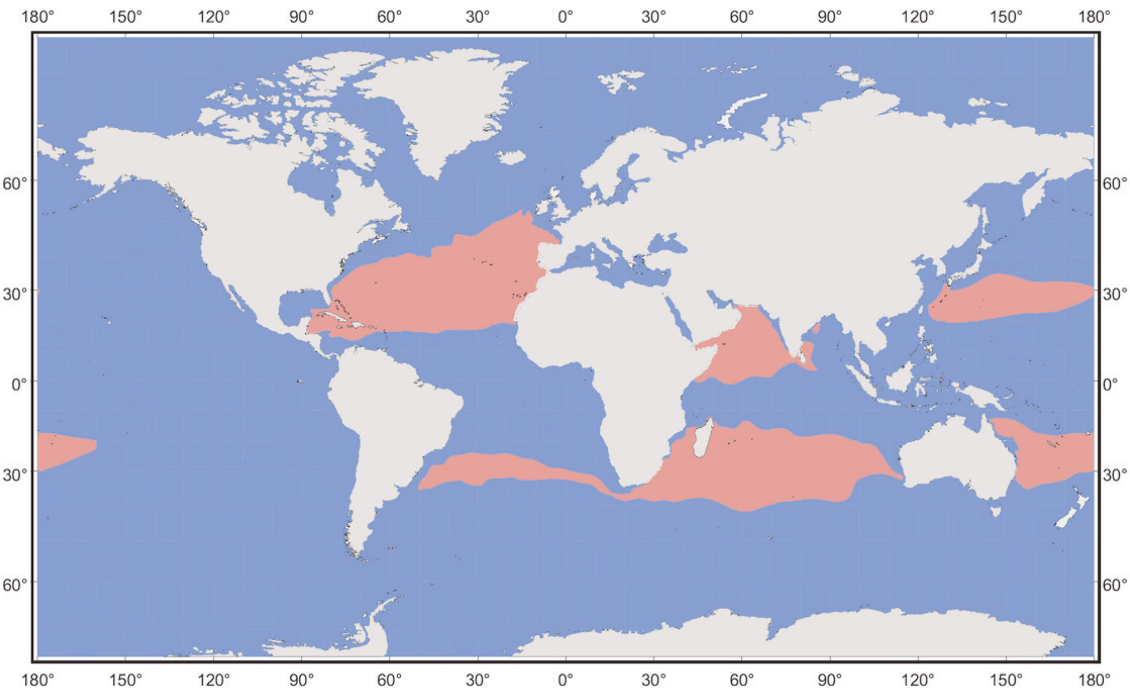
Einleitung

Die Gattung *Spirula* mit dem Trivialnamen Posthörnchen gehört neben *Sepia*, *Loligo*, *Octopus* und *Architeuthis* zur Gruppe der coleoiden Tintenfische. *Spirula* zeichnet sich durch ein nach innen verlagertes, spiralig aufgerolltes Gehäuse aus. Wie alle coleoiden Tintenfische besitzt *Spirula* zwei Kiemen zur Atmung. Bisher ist nur wenig über die Ernährungsweise, Fortpflanzung und den Lebensraum bekannt. Im Gegensatz zu den häufig an den Strand gespülten leeren Gehäusen sind Beobachtungen lebender Tiere äußerst selten. Erste Berichte über lebend gefangene und kurze Zeit am Leben gehaltene Tiere gibt GRAY (1845). Dieser vertrat entgegen der vorherrschenden Meinungen seiner Zeit (vor allem OWEN) die Ansicht, dass mit *Spirula* und nicht *Nautilus* der engste lebende Verwandte der ausgestorbenen Ammoniten vorliegt. Für einen detaillierten historischen Abriss der Erforschung von *Spirula* sei auf die Arbeit von CHUN (1915) verwiesen. Innerhalb der Coleoideen, zu denen auch die ausgestorbenen Belemniten gehören, kam es wahrscheinlich mehrmals zu einer evolutiven, sukzessiven Rückbildung des Innenskeletts. So findet man als Relikte dieses bei den Octopoda am weitesten reduzierten Skelettes zum Teil nur noch zwei kurze hornige Stäbe im Weichkörper (BIZIKOV 2008). Nur *Spirula* besitzt als einziger Coleoideen-Vertreter ein lose, nahezu planspiral aufgewundenes Innengehäuse (Abb. 2, 4, 5). Innerhalb der rezenten Cephalopoden weist nur noch *Nautilus* (Perlboot) ein vollständig gekammertes Gehäuse auf. Das *Nautilus*-Gehäuse liegt jedoch nicht im Weichkörper sondern ist ein Außenskelett und seine Gehäusewindungen berühren sich. Zudem ist es andersherum aufgerollt als das *Spirula*-Gehäuse. Aufgrund des vollständig ausgebildeten Skelettes dienen beide Vertreter als Modellorganismen zur Rekonstruktion der Lebensweise ausgestorbener Cephalopodengruppen wie den Ammonoideen und unter anderem zur Beantwortung der Frage, ob Ammonoideen schwimmen konnten oder nicht. Aufgrund der leichteren Zugänglichkeit liegen umfangreiche Beobachtungen bisher nur für *Nautilus* vor (DUNSTAN et al. 2011a, b und die Zitate darin). So verwundert es nicht, dass vorrangig diese Beobachtungen auf Ammoniten übertragen wurden (MUTVEI & REYMENT 1973; REYMENT 1980; JACOBS & LANDMAN 1993, 1994; LUKENEDER et al. 2010). Eine solche Herangehensweise steht jedoch im Gegensatz zur Erkenntnis, dass die Ammoniten aufgrund der Ausbildung des Juvenilgehäuses und

Denisia **32**,
zugleich Kataloge des
oberösterreichischen
Landesmuseums
Neue Serie **157** (2014):
33-46

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: Geographische Verbreitung von *Spirula spirula* (rot) (verändert nach REID in JEREB & ROPER 2005).



der Radula (Raspelzunge) neben anderen Merkmalen näher mit den Coleoideen verwandt sind als mit den Nautiloideen (LEHMANN 1967; ENGESER 1990; KEUPP 2000). Sowohl Ammonoideen als auch Coleoideen besitzen eine, im Vergleich zu den Nautiloideen mit 13 Elementen pro Querreihe, schmale Radula mit 9 Elementen je Querreihe (LEHMANN 1967; KRUTA 2011). Auch die Schlupfgehäuse der Ammonoideen, die Ammonitellae, sowie die Ammoniten-Eier (ETCHES et al. 2009) entsprechen mit ca. 2 mm Durchmesser den Eigrößen vieler pelagischer Coleoideen (BOLETZKY 2003) und der Eigröße von *Spirula* (1.7–2 mm) im Speziellen (CHUN 1910; WARNKE & KEUPP 2005; LUKENEDER et al. 2010). Neuere Untersuchungen zeigen, dass die Eigröße in der Frühphase der Ammoniten einhergehend mit der zunehmenden Krümmung der Ammonitella und bei gleichzeitiger Vergrößerung der Wohnkammer rapide abnahm (DE BAETS et al. 2013). Nach DE BAETS et al. (2013) erhöhte sich die Anzahl der Eier (bis zu 25.000), die theoretisch in der Wohnkammer des Weibchens Platz gehabt hätten. Im Gegensatz dazu sind die Eier des rezenten *Nautilus* zwischen 2–3 cm groß (MARTIN et al. 1978). Bereits JACOBS & LANDMAN (1993, 1994) und SAUNDERS & WARD (1994) zweifelten an der Nutzbarkeit von *Nautilus* als Modelorganismus für Ammoniten. In der Folge steht nun *Spirula* verstärkt im Fokus für vergleichende Analysen zur Rekonstruktion der möglichen Lebensweise (Paläobiologie und Paläoökologie) der Ammonoideen (WARNKE & KEUPP 2005). Dafür spricht auch die nahezu identische Ausbildung der Anfangskammer (Protoconch) von *Spirula* und Ammoniten (BANDEL & BOLETZKY 1979; TANABE et al. 1980).

Spirula gehört, unter der Annahme dass die Verlagerung des Gehäuses nur einmal erfolgte, mit seinem innen liegenden Gehäuse zur Gruppe der Coleoidea. Die rezenten Vertreter werden unter anderem nach der Anzahl der Arme unterteilt. So haben z.B. *Octopus* und *Argonauta* acht Arme und gehören zur Gruppe der Octobrachia. *Spirula* hingegen hat wie *Sepia* zehn Arme und gehört somit folgerichtig zur Gruppe der Decabrachia BOETTGER, 1952. Der stammesgeschichtliche Ursprung der Ordnung Spirulida ist bisher nicht hinreichend geklärt. Zum Teil stützen sich die konkurrierenden Hypothesen auf schalenultrastrukturelle Untersuchungen, Untersuchungen der Embryonalgehäuse, Weichteilmerkmale und molekulare Daten (HAAS 2003; LINDGREN et al. 2004; STRUGNELL et al. 2005; WARNKE et al. 2011; KEUPP 2012). Erste echte Vertreter der Spiruliden tauchten demnach entweder bereits im Jungpaläozoikum (DOGUZHAEVA et al. 1999) oder aber wahrscheinlicher erst in der Oberkreide (WARNKE et al. 2011; FUCHS et al. 2012) auf. Nur sehr selten wird über Fossilfunde von *Spirula* berichtet: So ein Fund aus dem unteren Miozän von Neuseeland durch HAYWARD (1976) und ?*Spirula mizunamiensis* aus dem Miozän von Japan (TOMIDA & ITOIGAWA 1981). Nach ENGESER (1990) ist die Gattung *Spirula* erst ab dem Miozän (ca. 3,5 Millionen Jahre) belegt. Von etwas jüngeren Funden zwischen 800.000 und 131.000 Jahren berichten KRÖCHERT et al. (2008) von fossilen Stränden auf Teneriffa und SEMENIUK & JOHNSON (1982) von pleistozänen Stränden von West-Australien.

Frühere Autoren (OWEN 1879; HUXLEY & PELSENEER 1885; LÖNNBERG 1896) erwähnten bis zu fünf Ar-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ten, die zur Gattung *Spirula* LAMARCK, 1799 gestellt wurden. Eine Auflistung dieser „Arten", von denen nur *Spirula spirula* (LINNÉ, 1758) als valide Art durch CHUN (1915), NAEF (1923) und BRUUN (1943) anerkannt wurde, findet sich in YOUNG & SWEENEY (2002). NESIS (1998) zieht allerdings in Zweifel, dass bei einer so weit verbreiten Art wie *Spirula spirula*, deren Verbreitung zudem auch noch unterbrochen ist, es sich um nur eine einzige *Spirula*-Art handelt. *Spirula* wurde bisher vor Indonesien, Melanesien, Australien, Süd- und Südost-Afrika, Nordwest-Afrika, zwischen den Kanarischen Inseln, in der Karibik, im Golf von Mexiko und vor Südbrasilien gefunden (BRUUN 1943; CLARKE 1969; NESIS 1987; HAIMOVICI et al. 2007, Abb. 1). Neuere Fangdaten belegen, dass *Spirula spirula* auch in der Tasmanischen See (HARING et al. 2012) vorkommt.

Neuere morphometrische (NEIGE & WARNKE 2010) und molekulargenetische Studien (WARNKE 2007) kamen zu keinem eindeutigen Ergebnis, ob die Gattung *Spirula* mehr als eine Art enthält. Dies ist im Wesentlichen dem Mangel an für DNA-Analysen geeignetem Gewebe des ohnehin seltenen *Spirula*-Materials geschuldet. HARING et al. (2012) fügen den vorhandenen Tieren aus dem Atlantik Untersuchungen an einem Tier aus dem Pazifik hinzu. Aufgrund der geringen genetischen Distanzen der DNA-Sequenzen der drei analysierten mitochondrialen Gene kommen sie zu dem Schluss, dass die *Spirula spirula*-Populationen nicht genetisch voneinander isoliert sind und es sich um eine einzige Art handelt. WARNKE (2012) führte auf der Basis von 13 Tieren aus den ostatlantischen Gewässern zwischen den Kanaren und Marokko sowie einem Individuum aus den Gewässern vor Südafrika eine AFLP (**a**mplified **f**ragment-**l**ength **p**olymorphism)-Analyse durch. Die Ergebnisse dieser Technik liefern ebenfalls keine Hinweise auf unterschiedliche Populationen oder gar unterschiedliche Arten. Da sich die molekularen Untersuchungen auf wenige Tiere stützen, wären zusätzliche molekulare Untersuchungen an weiteren Tieren sinnvoll.

Der wichtige Holotyp ist bis heute nicht auffindbar.

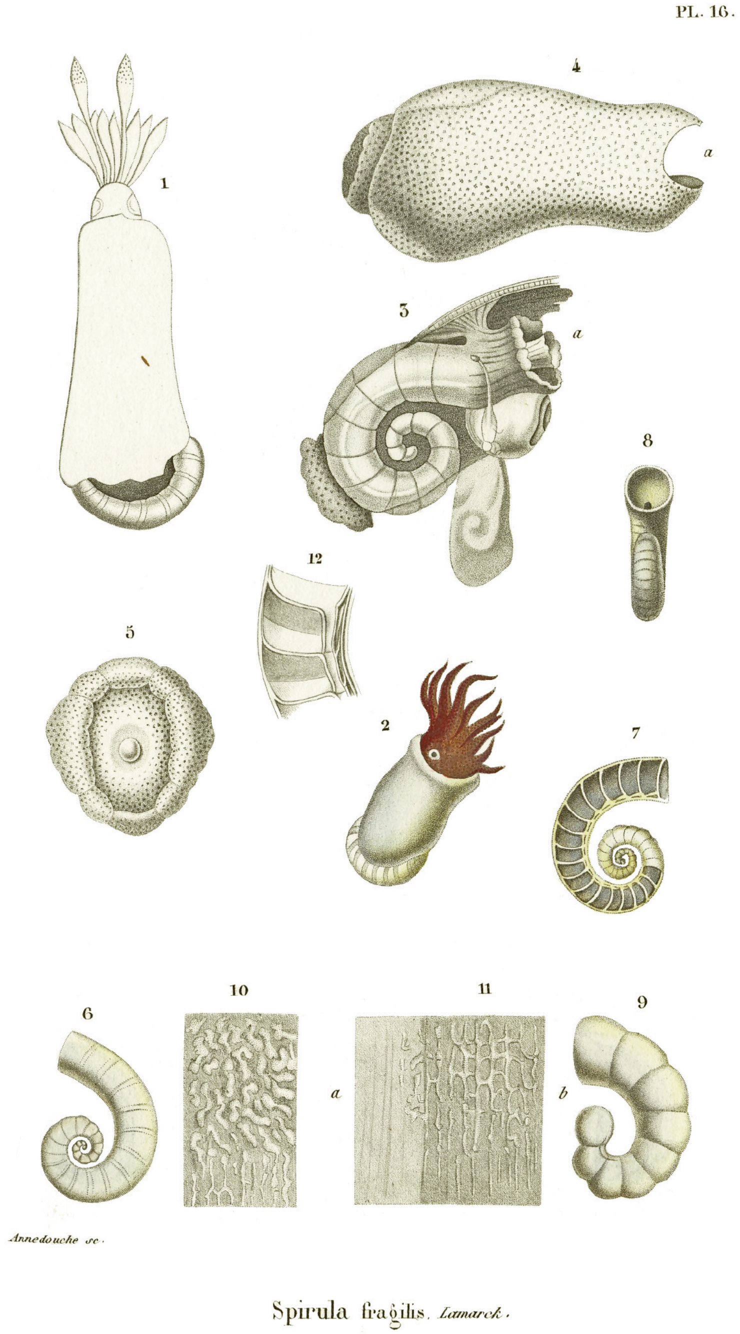


Abb. 2: Reproduktion aus D'ORBIGNY's (1843) „Mollusques Vivants et fossiles" mit einer ersten detaillierten morphologischen Studie zu *Spirula*.

Weichteile

Eine erste umfangreichere Studie der Morphologie von Hart- und Weichteilen liefert bereits D'ORBIGNY (1843: Taf. 16; hier Abb. 2). Sehr detailliert beschreibt CHUN (1915) die äußere Morphologie und den Aufbau innerer Organe und Organsysteme (CHUN 1910) wie den Darmtrakt, das Gefäßsystem, den Harnsack und die weiblichen Geschlechtsorgane. Weitere Reviews und Ergänzungen finden sich bei NAEF (1921–1923) und NESIS (1987). Das Nervensystem wurde in großen Teilen von NIXON & YOUNG (2003) beschrieben. Da also insgesamt die Morphologie der Weichteile schwerpunktmäßig bereits im letzten Jahrhundert bearbeitet wurde, wird im vorliegenden Beitrag nur grob auf die allgemeine Morphologie der Weichteile eingegangen, ergänzt durch seltene Fotos von frischgefangenen Tieren. Einen guten Überblick über die Lage der wichtigsten Weichteile gibt CHUN (1915).

Spirula erreicht eine Mantellänge von ca. 5 cm. Der Körper weist eine dunkelrot-braune z.T. silbrige Färbung

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3: (**A**) Lebende *Spirula* [Männchen, adult, Mantellänge (ML) ca. 4 cm, bei dem deutlich breiteren und längeren Arm handelt es sich um den Hectocotylus (Pfeil)] mit verletzter Mantelhautschicht. (**B**) Frischtote *Spirula* (Weibchen, ML ca. 3 cm, dorsale Ansicht) gefangen im Atlantik zwischen der Küste von Marokko und Fuerteventura mit Hilfe eines pelagischen Schleppnetzes auf der Meteorexkursion 65-3 (2005). Da das Tier tot ist, sind die Fangtentakel sichtbar (Pfeil). Zudem ist die innere Schale gut zu erkennen.

auf. Der zentrale Bereich des Mantels ist eher hellrosa bis hellbraun gefärbt und der Randbereich des Mantels erscheint weiß mit braunen Spitzen (Abb. 3b).

Am Kopf befindet sich die Armkrone mit insgesamt 10 Armen, von denen zwei als Tentakel ausgebildet sind (Abb. 3B, Pfeil). Die Saugnäpfe sind auf den Armen in Vierer-Reihen angeordnet (CHUN 1915). Beim Männchen sind zwei Arme zu Hectocotyles modifiziert. Die Hauptaufgabe des Hectocotylus ist es, ein Spermienpaket (Spermatophora) beim Weibchen in die Nähe des Mundes in die Bursa copulatrix zu platzieren. Die Hectocotyles sind länger und dicker als die restlichen Arme (Abb. 3A, Pfeil). Zwei weitere Arme sind bei Männchen und Weibchen zu Fangtentakeln mit speziellen Fangkeulen umgewandelt (Abb. 3A, Pfeil). Die Fangtentakeln sind wesentlich länger als die anderen acht Arme und besitzen an ihren Enden je eine etwas verbreiterte Tentakelkeule mit einer Vielzahl an Saugnäpfen, die in ca. 16 Reihen angeordnet sind und dem Fang von Beuteorganismen dienen. Seitlich am Kopf liegen die großen, hervorstehenden Linsenaugen oegopsiden Typs mit offener vorderer Augenkammer. Die Bedeutung der Augen wird auch durch den sehr großen Anteil der optischen Loben am zentralen Nervensystem deutlich (NIXON & YOUNG 2003). Das zentrale Nervensystem ist nach dem generellen Bauplan der Decabrachia aufgebaut (NIXON & YOUNG 2003).

Am posterioren Körperende befinden sich die horizontal orientierten, kleinen, nierenförmigen Flossen. Die Flossen werden als Stabilisatoren genutzt, um die Position bei Seitwärtsbewegungen zu halten oder wenn *Spirula* mit dem Kopf nach oben schwimmt (BRUUN 1943). Die eigentliche Schwimmbewegung wird, wie bei vielen anderen Coleoiden auch, mit Hilfe des muskulösen Mantels im Zusammenspiel mit dem Trichter ausgeführt.

Etwa mittig zwischen den Flossen befindet sich ein 1–3 mm großes Leuchtorgan (Photophore), welches als Terminalorgan bezeichnet wird. Bereits CHUN (1910) beschrieb aber die für ihn offensichtliche Ähnlichkeit des Terminalorgans mit den Leuchtorganen der Oegopsiden. Eine Studie von HERRING et al. (1981) ergab, dass – anders als bei vielen anderen zur Biolumineszenz befähigten Cephalopoden – bei *Spirula* keine Bakterien für das Leuchten verantwortlich sind. *Spirula* kann mehrere Stunden durch Eigen-Biolumineszenz ein schwach grünlich leuchtendes Licht mit schwankender Intensität erzeugen (SCHMIDT 1922; HERRING et al. 1981). Bisher gibt es keine hinreichend plausible Hypothese, die die Funktionsweise des Leuchtorgans erklären kann (NIXON & YOUNG 2003). Der Tintenbeutel, wie er auch von *Sepia* und *Octopus* bekannt ist, wurde zum ersten Mal von CARPENTER (1861) beschrieben und ist bei *Spirula* relativ klein (CHUN 1915).

Das bei reifen Weibchen stark entwickelte Ovar enthält viele, bis zu 2 mm große, gelbliche Eier verschiedener Entwicklungsstadien (Abb. 4A). Nur der linke Eileiter ist bei *Spirula* entwickelt (CHUN 1910). Beim Männchen ist ebenfalls nur ein Samenleiter entwickelt (Abb. 4B). HEALY (1990) untersuchte den Aufbau der Spermien sowie deren Entwicklung elektronenmikroskopisch. Aufgrund des ähnlichen Spermienaufbau vermutet HEALY (1990) eine nahe Verwandtschaft von *Spirula* zu den Sepiolida.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Hartteile

Die Schale von *Spirula* wurde bereits frühzeitig durch Appellöf (1893), Mutvei (1964), Bandel & Boletzky (1979) und Bandel (1990) detailliert untersucht. Die kalkige Schale besteht aus prismatischen Aragonitkristallen. Die Schalenröhre weist keine Perlmuttlage auf. Perlmutt ist nur von den Septen des Phragmokons bekannt, weist jedoch eine veränderte Struktur im Vergleich zum Perlmutt bei *Nautilus* oder Ammoniten auf (Mutvei 1964, 1970). Für Informationen zum ultrastrukturellen Aufbau der Schale sei auf die Übersicht in Keupp (2000) und Bandel & Stinnesbeck (2006) verwiesen. Morphologisch ähnelt die Schale von *Spirula* stark der der Ammoniten, beginnend mit einer kugeligen bis schwach ovalen Anfangskammer, dem Protoconch. Dieser ist bei *Spirula* etwa 0,7 mm hoch und zwischen 0,5–0,7 mm weit. Die Schale des Protoconchs ist ca. 10 µm dick und durch eine markante Einschnürung deutlich vom restlichen Gehäuse abgesetzt (Abb. 5A). Die Öffnung der ersten Kammer ist ca. 0,4 mm groß und wird fast vollständig durch die Röhre des Siphos ausgefüllt (Bandel & Boletzky 1979).

Daran schließt sich der Phragmokon, ein gekammerter Gehäuseabschnitt, der aus 30–35 [maximal 39 Kammern wurden für ein adultes Männchen berichtet (Nixon & Young 2003)] Einzelkammern bestehen kann, an. Die gyrokon aufgewundene Schale erreicht ca. 2½ Windungen und wird maximal 45 mm im Durchmesser groß (Schmidt 1922). Der Vergleich aus maximaler Schalengröße und ungefährer Lebensdauer sowie Vergleiche zwischen Mantellänge und Anzahl der Schalenkammern lassen ein isometrisches Wachstum der Schale vermuten. Demnach wird im Abstand von 13–16 Tagen eine neue Kammer gebildet (Price et al. 2009). Die Gehäuseröhre ist im Querschnitt kreisrund (Abb. 5D). Vermutlich bilden sich der Protoconch und die erste Kammer bereits im Ei, wobei der Schlüpfling mit zwei Kammern insgesamt ca. 4 mm groß ist (Naef 1923, 1928; Bruun 1943: 73; Sweeney et al. 1992). Bandel & Boletzky (1979) berichten von einem Tier mit 2,7 mm Mantellänge mit bereits drei vollständigen Kammern und Clarke (1970) von einem Tier mit 2 mm Mantellänge, jedoch ohne Angabe über die Anzahl der gebildeten Kammern. Eine Kammer wird jeweils durch eine Kammerscheidewand, auch Septum genannt, nach vorn und hinten begrenzt. Die Kammerscheidewände sind bei *Spirula* konkav und einfach uhrglasförmig ausgebildet (Abb. 5B). Alle Kammern sind durch einen organischen Schlauch (Sipho), der vom Mantelgewebe gebildet wird, durchzogen (Abb. 5B). Der Sipho ist auf der gesamten Länge von Blutgefäßen durchzogen und reicht bis in den kugeligen Protoconch hinein (Dauphin 1976; Bandel & Boletzky 1979; Bandel 1982; Bandel & Stinnesbeck 2006: Taf. 3, Abb. 2). Dort ist der Sipho an der Innenseite der Protoconchwand über ein deutlich dünneres organisches Band (Prosipho/Fixator) etwa gegenüber der Protoconch-Öffnung befestigt (Munier-Chalmas 1873; Huxley & Pelseneer 1895; Chun 1915; Crickmay 1925). An der Stelle, wo der Sipho alle anderen Kammerscheidewände passiert, wird das Septum nach hinten, von der Mündung weg, umgebogen. Diese den Sipho unterstützenden Strukturen werden Siphonalduten genannt und sind bei *Spirula* be-

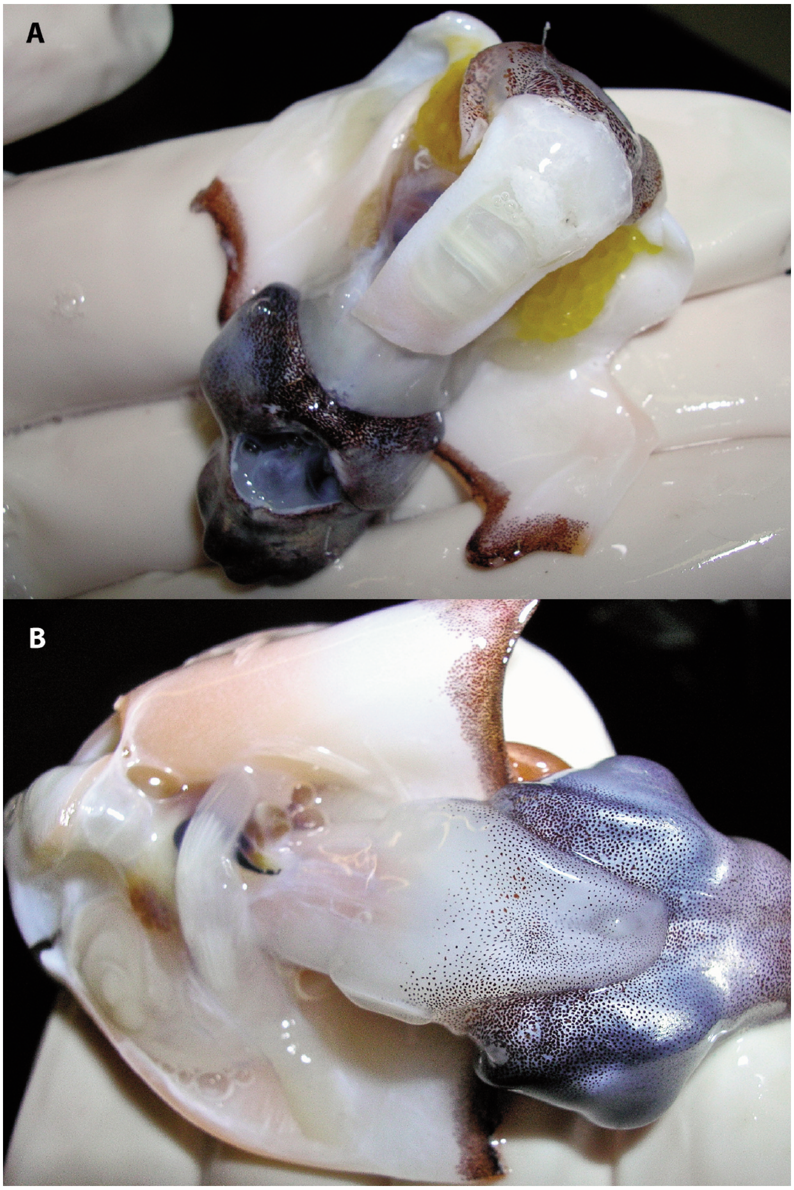


Abb. 4: (**A**) Frischtotes Weibchen (ML ca. 3,5 cm, Mantel von dorsal aufgeschnitten). Die unterschiedlich reifen Eier im Ovar sind gut an ihrer gelben Farbe zu erkennen. (**B**) Frischtotes Männchen (ML ca. 4 cm, Mantel von ventral aufgeschnitten). Bei der schneckenförmigen Struktur (links unten im Foto) handelt es sich um die Spermatophorendrüse. Die quer über den Tintenbeutel liegende Tasche ist der (nach oben im Bild) blind endende Needhamsche Tasche, in dem die fertigen Spermatophoren in Reserve aufgereiht liegen; der Penis ist die im Bild abwärts ragende, nicht sehr deutlich erkennbare Struktur.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

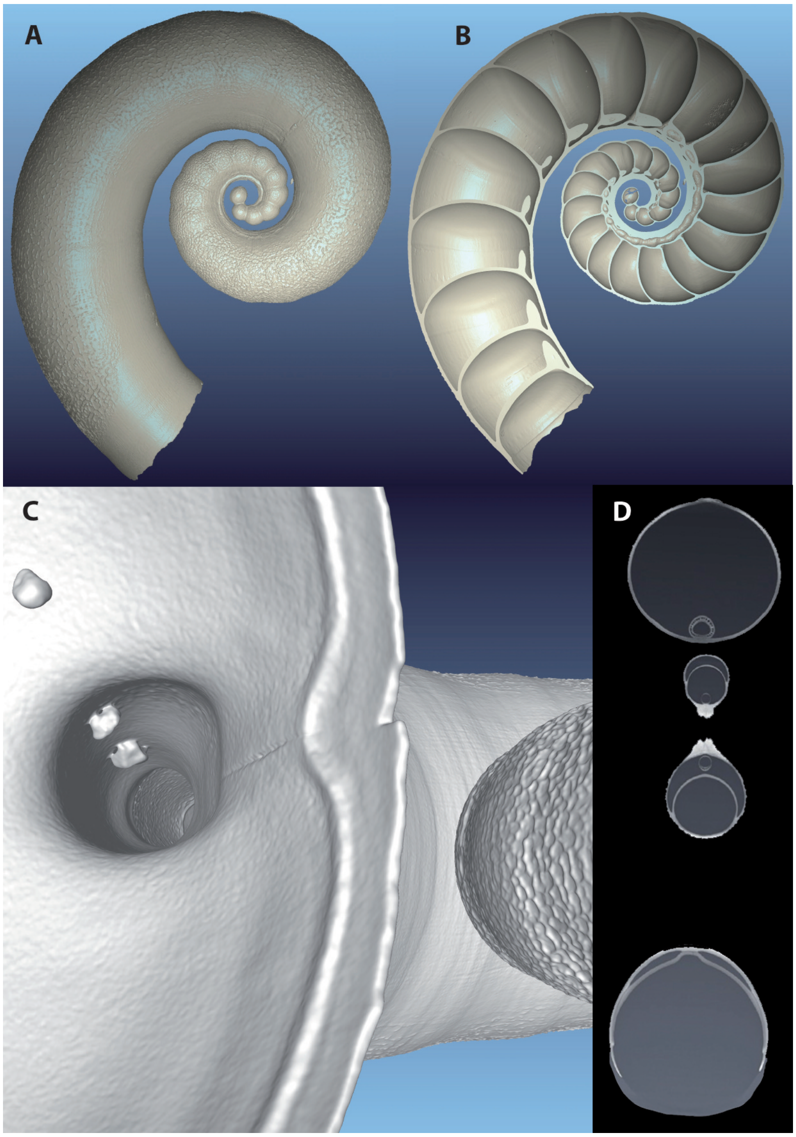


Abb. 5: Schale einer adulten *Spirula spirula*, ca. 17 mm im Durchmesser. (**A**) Schalenoberfläche mit retikulatem Muster, dem kugeligen Sipho und der verjüngten Gehäusemündung. (**B**) Längsschnitt durch die Schale mit sichtbarem Verlauf des Sipho und den einfach uhrglasförmigen Kammerscheidewänden. (**C**) Durchtritt des Siphos durch das zuletzt gebildete Septum auf der Röhreninnenseite. (**D**) Schale im Querschnitt mit erkennbarem Pendeln der Windungen um die Symmetrieebene.

sonders lang eistütenförmig ausgebildet, so dass die Siphonalduten der einzelnen Kammern beinahe ineinander stecken (Blainville 1839; Denton et al. 1967; Mutvei & Donovan 2006; Abb. 5B, C). Zwischen der organischen Hülle des Siphos und den kalkigen Siphonalduten des Septums befindet sich die Pillar-Zone die durch einen großen Porenraum charakterisiert ist, wodurch die Flüssigkeit abfließen kann (Mutvei 1964, Denton et al. 1967; Abb. 6A). Bei *Spirula* liegt der Sipho im Gegensatz zu den Ammoniten auf der Innenseite der Gehäuseröhre (Abb. 5B, C). Verantwortlich für diesen Unterschied ist eine anders geartete Aufrollung des Gehäuses. Ausgehend vom gradgestreckten Gehäuse der unmittelbaren Vorfahren der Ammonoideen, den Bactriten, erfolgte eine exogastrische Aufrollung des Gehäuses. Dies hatte zur Folge, dass der Sipho bei den Ammonoideen mehrheitlich auf der Außen- bzw. Ventralseite liegt (Kröger & Mapes 2007). Bei *Spirula* erfolgte, ausgehend von gradgestreckten Spiruliden-Vorfahren, eine endogastrische Gehäuseaufwicklung, wodurch der Sipho und damit auch die Ventralseite innen zu liegen kam und die Dorsalseite die Außenseite bildet (Keupp 2012).

Vor dem Phragmokon befindet sich bei Cephalopoden mit gekammerter Außenschale (ektocochleat) die Wohnkammer, in der der Weichkörper sitzt und mit Hilfe kräftiger Muskeln an der Innenseite der Wohnkammerschale befestigt ist. Durch die Verlagerung der Schale in den Weichkörper (endokochleat) ist die Wohnkammer bei *Spirula* reduziert (Abb. 5B). Die *Spirula*-Schale erreicht im Durchmesser etwa eine Größe von 2–3,5 cm. Ob es sich bei den häufigen Strandfunden um die Schalen ausgewachsener Tiere handelt, erkennt man zum Einen an der schwachen Verjüngung des Schalenendes sowie an den dichter stehenden Kammerscheidewänden (Abb. 5A, B). Im Querschnitt betrachtet, ist die lose aufgewundene Schale nicht perfekt symmetrisch angelegt und pendelt daher immer leicht um die Symmetrieachse (Abb. 5D). Die lose Aufwicklung und der schwach trochospirale Verlauf brachte dem Tier im Englischen den Namen ram's horn squid (deutsch: Widderhorn) ein. Die Schale von *Spirula* hält Drücken stand, die einer Tiefe von 1300–2300 m entsprechen (Denton & Gilpin-Brown 1971). Morphologisch ähnelt das Innengehäuse von *Spirula* dem Außengehäuse früher devonischer Ammoniten, die noch nicht planspiral aufgerollt waren, und dem Gehäuse der während der Kreidezeit dominierenden, heteromorphen Ammoniten z.B. *Aegocrioceras*, *Crioceratites*, die sekundär ihre Schale wieder entrollt hatten (Carpenter 1861).

Im letzten Abschnitt der zum Weichkörper hin offenen Röhre befindet sich die Leber, die von einem sackförmigen Mantelepithel umschlossen wird. Auf der dorsalen Innenseite der Gehäuseröhre befindet sich in jeder Kammer eine quadratisch bis rechteckige, ca. 1 mm breite und 2 mm lange Ansatznarbe (Bandel 1982; Bandel & Stinnesbeck 2006). Diese Narbe stellt eine feste Verbindung zwischen dem Mantel und der Schale dar und verankert somit den Weichkörper im jeweils letzten Schalenabschnitt. Durch den episodischen Einbau neuer Kammern muss diese Verbindung jedoch immer wieder gelöst bzw. neu hergestellt werden (Abb. 6B). Eine zweite Verbindung zwischen Weichkörper und Schale besteht fast auf der gesamten äußeren Schalenoberfläche und wird durch das retikulate, fein ge-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kräuselte Oberflächenmuster der Schale angezeigt. Hier liegt der Schalensack fest an der Schale an (CHUN 1915). Lediglich auf der Schaleninnenseite (ca. unteres Drittel) und dem vorderen Schalenrand fehlt diese feine Oberflächenstruktur und lässt daher vermuten, dass der Weichkörper dort nur lose auf der Schale aufliegt (Abb. 5A). Ähnliche Strukturen sind auf der Schalenoberfläche junger Gastropoden, z.B. dem Primärgehäuse von *Diodora italica*, zu finden und können zur Unterscheidung verschiedener Taxa herangezogen werden (BANDEL 1982). Entlang des Schalenrandes kommt es zu einer dritten Verknüpfung, namentlich mit der Schale und dem Kopfretraktor (NAEF 1923; BIZIKOV 2008), der dafür sorgt, dass *Spirula* sich bei Gefahr vollständig in den Mantel zurückziehen kann, so dass vom Kopf inklusive der Tentakel nichts mehr zu sehen ist (CHUN 1910; pers. Beobachtung). Dadurch kann *Spirula* verhindern, dass bestimmte leicht erreichbare Teile des Weichkörpers (Arme) von Räubern abgebissen werden. Angreifer, die kleiner oder gleich groß sind wie *Spirula*, können die Beute kaum festhalten, da der Mantel fest ist und eine schmierige Oberfläche besitzt. So ist das Zurückziehen des gesamten Weichkörpers in den Mantel eine perfekte Strategie, um zu verhindern, von kleineren Räubern verschluckt zu werden (BRUUN 1943).

Sehr selten lässt sich zwischen den Innenwindungen der Schale, beginnend am Protoconch, ein wenige Mikrometer dickes, unverkalktes Häutchen beobachten, das mittig zwischen den Windungen aufgespannt ist (BRANCO 1880; WARNKE & BOLETZKY 2009). Die Funktion dieser Struktur ist nur unzureichend geklärt, könnte aber während der Bildung der ersten Kammern eine stabilisierende Wirkung gehabt haben und evolutiv mit einem Rostrum zusammenhängen (WARNKE & BOLETZKY 2009). Möglicherweise handelt es sich bei der organischen Membran um eine zum Belemnitenrostrum homologe, stark reduzierte Struktur.

Mit Hilfe neuer bildgebender, nicht-invasiver Untersuchungsmethoden [Computer-Tomographie (CT), Magnetresonant-Tomographie (MRT)] ergeben sich neue Ansätze, um diesen selten lebend beobachteten Tiefsee-Tintenfisch weiter zu erforschen. So können die dreidimensionalen CT-Daten für detaillierte morphologische Analysen externer und interner Merkmale genutzt werden. Mit Hilfe der zusätzlichen Internmerkmale (z.B. Septenabstand, -dicke, Siphodicke, -lage, Schalendicke) wird es so vielleicht möglich herauszufinden, ob die Gattung *Spirula* aus einer oder mehreren Arten besteht, die sich klar morphologisch voneinander abgrenzen. Diese morphologische Studie kann und sollte auch durch weitere molekular-genetische Untersuchungen gestützt werden. Da in einem MRT-Datensatz hauptsächlich die Verteilung von Wassermolekülen wiedergeben wird, ist diese Methode hervorragend geeignet, das äußerst seltene Material vollständiger *Spirula*-Tiere zerstörungsfrei zu untersuchen. Dieses hochauflösende Verfahren kann zur Visualisierung der dreidimensionalen Anordnung der Weichteile innerhalb der Körpers genutzt werden und somit unser anatomisches Verständnis verbessern.

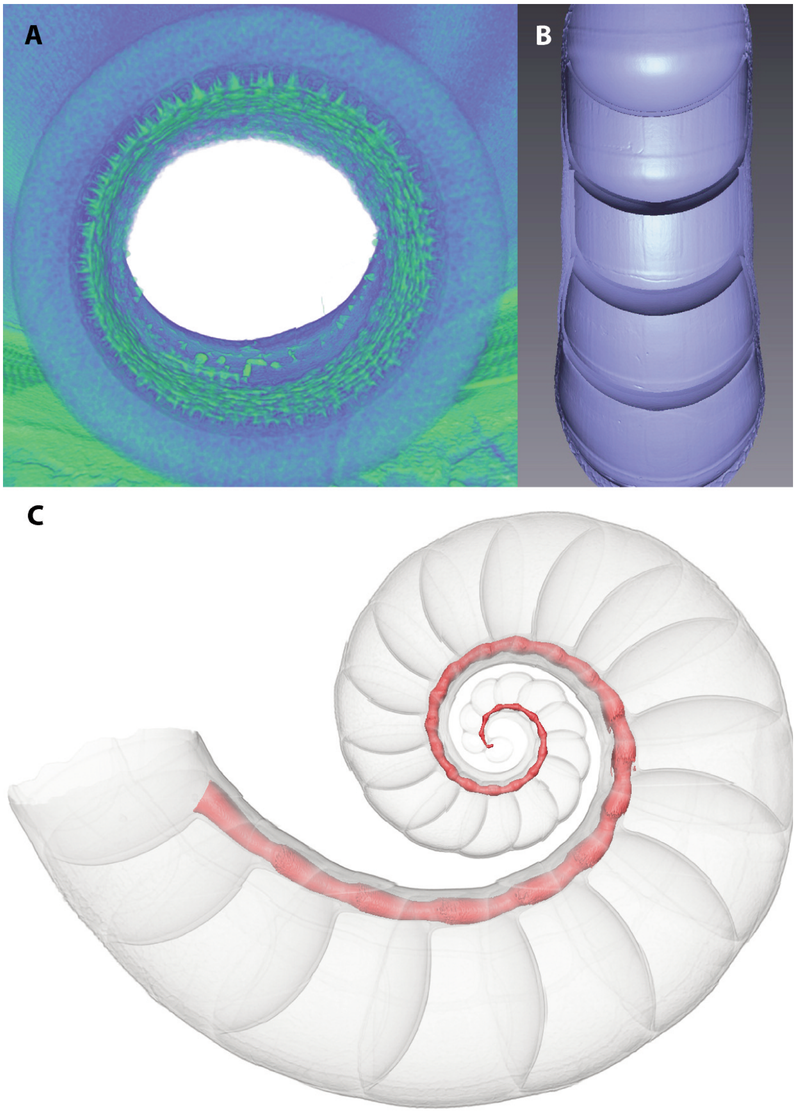


Abb. 6: (**A**) Pillarzone (Pfeilerzone, hier grünlicher Bereich der Röhreninnenseite, Röhrendurchmesser knapp 1 mm) des Siphos, durch die die Kammerflüssigkeit in Verbindung mit dem Siphogewebe steht. (**B**) Rechteckig ausgebildete Ansatznarbe (Pfeile) schwach in mehreren Kammern einer *Spirula*-Schale zu erkennen, Ansatznarbe ca. 2 mm lang und 1 mm breit. (**C**) Verlauf des Siphos von der ersten (Protoconch) bis zur letzten Gehäusekammer, man beachte das regelmäßige An- und Abschwellen des Siphodurchmessers, Gehäusedurchmesser ca. 17 mm.

Die kalkigen Statolithen liegen in einer mit Flüssigkeit (Endolymphe) gefüllten Kapsel – der Statozyste. Bei *Spirula* liegen zwei 12–13 mm^3 großen Statozysten in unmittelbarer Gehirnnähe. Darin befinden sich die aragonitischen Statolithen, die ca. 0.5–1 mm groß sind

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

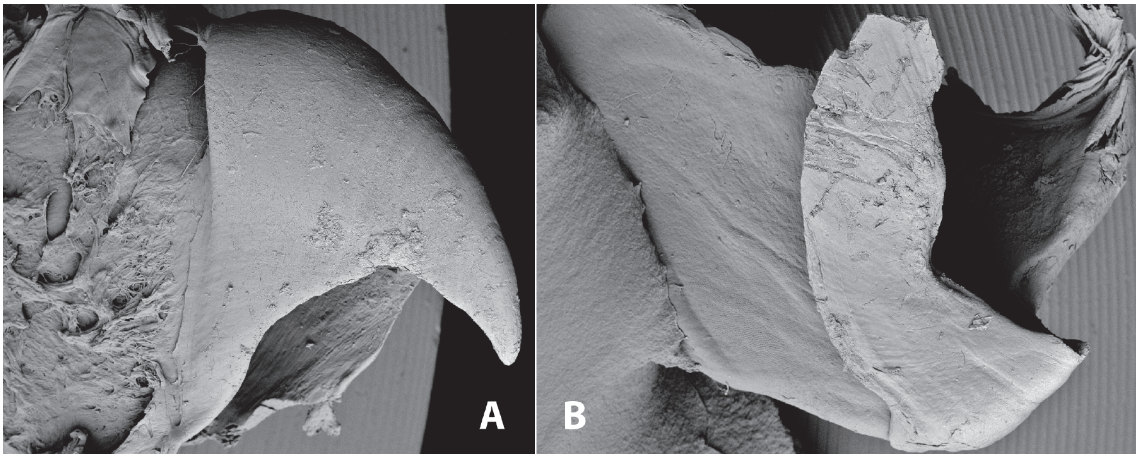


Abb. 7: Kieferapparat von *Spirula*. (**A**) Oberkiefer. (**B**) Unterkiefer im Rasterelektronen-mikroskop-Bild, die Kieferelemente sind ca. 3 mm lang.

(NIXON & YOUNG 2003). Ihre komplexe Oberflächen-Morphologie ist nutzbar, um verschiedene Cephalopoden-Familien zu unterscheiden. Da sich ihre Form und Größe während des Wachstums ändern, werden meist nur die Statolithen ausgewachsener Tiere zur Bestimmung auf Artniveau herangezogen (CLARKE 1978, 2003). So unterscheiden sich die Statolithen von *Spirula* in ihrer Form deutlich von deren nahen Verwandten *Sepia*, Sepioliden und Teuthoiden (YOUNG 1989). Innerhalb der Statozyste, die ein Vielfaches des Volumens eines Statolithen hat, liegt der Statolith im vorderen, mit Sinneshärchen besetzten Feld, der Macula. Dabei ist der Statolith so orientiert, dass er mit seiner Längsachse in etwa in der Dorso-Ventralebene des Tieres liegt. Eine erste detaillierte Beschreibung der Cephalopoden-Statolithen gibt CLARKE (1978), der auch zum ersten Mal die Statolithen von *Spirula* abbildet. Die Statolithen sind flach scheibenförmig, in der Mitte am dicksten und zum Rand hin dünner-werdend, mit nahezu gleicher Ausdehnung in alle Richtungen (YOUNG 1989). Durch die Schwerkraft sinkt der Statolith durch die Flüssigkeit auf die Sinneshärchen. Der dadurch ausgelöste Reiz wird über Nervenbahnen direkt ins Gehirn geleitet. Zusätzlich gibt es in Streifen angeordnete Sinneshärchen (Crista). Sie verlaufen innerhalb der Statozyste vertikal, horizontal und diagonal – und sind in ihrer Funktion vergleichbar mit den Innenohren der Wirbeltiere. Mit den Statolithen kann sich das Tier in der Wassersäule orientieren. Somit sind die Cephalopoden-Statolithen in ihrer Funktion vergleichbar mit den Otolithen der Fische.

Der Buccal-Komplex bzw. die Buccalmasse ist eine kugelige Struktur, die als Hartteile neben dem Ober- und Unterkiefer in der Regel auch die Radula enthält und von Gewebe umhüllt wird (KERR 1931). Beide Hartteilstrukturen dienen dem Zerkleinern von Nahrung.

Die Kiefer, deren Spitzen aus der Buccalmasse hervorstehen können, sind dunkelbraun gefärbt (NIXON & YOUNG 2003) und *Spirula* kann damit kräftig zubeißen (SCHMIDT 1922; BRUUN 1943). Er ähnelt allen anderen Decabrachia-Kiefern (CHUN 1915). Das Rostrum des kürzeren Oberkiefers bildet eine nach vorn gerichtete zahnartige Spitze. Das Rostrum des längeren Unterkiefers ist eher kurz und geht in mäßig weite Flügel über (Abb. 7).

Die Raspelzunge (Radula) ist bei *Spirula* weitestgehend reduziert und fast nicht mehr nachweisbar. Lange Zeit galt die Radula bei *Spirula* als gut ausgebildet (CHUN 1915; NAEF 1923), bis erkannt wurde, dass die Zähnchen, die man gefunden hatte, nicht zur Radula, sondern zu den beidseits der Radula sich befindenden Buccal-Palpen gehörten (KERR 1931). Offensichtlich hatten diese eine ähnliche Funktion übernommen. Danach galt die Radula als vollständig reduziert (KERR 1931; NESIS 1987), bis NIXON & YOUNG (2003) die Radula in einer ca. 300 µm tiefen Tasche sitzend, mit kleinen, einheitlich stumpfartig-zugespitzten, verkümmerten Radulazähnen dokumentierten.

Lebensweise und Lebensraum

Über die Lebensdauer und -weise ist bisher am wenigsten bekannt, da *Spirula* – im Gegensatz zu *Architeuthis* – bis heute noch immer nicht lebend in ihrem natürlichen Habitat beobachtet werden konnte. Wahrscheinlich ist, dass *Spirula* nach Beobachtungen der Größenverteilung von Individuen einer Population zwischen 18–20 (CLARKE 1970) und 12–18 Monate alt werden kann (NESIS 1987). Die frisch geschlüpften Jungtiere ähneln im Aussehen wahrscheinlich im Wesentlichen den Adulten (NESIS 1987).

Abgesehen von den bekannten vertikalen Tag-/Nachtwanderungen (engl. diurnal migration) von juvenilen und adulten Tieren ist über den Lebensraum und mögliche Lebensraumwechsel während der Ontogenie von *Spirula* wenig bekannt. Dabei halten sich die Tiere tagsüber in größeren Tiefen (600–700 m) auf und

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wandern mit der Abenddämmerung in die oberen Wasserbereiche zwischen 100–300 m, um dann mit einsetzender Morgendämmerung wieder abzutauchen (CLARKE 1969).

Erst vor kurzem wurden durch geochemische Analysen stabiler Isotope (Sauerstoff, Kohlenstoff) genauere Erkenntnisse erlangt. Seitdem bekannt ist, dass Weichtiere, zu denen neben Muscheln und Schnecken auch die Cephalopoden gehören, Sauerstoffisotope im Gleichgewicht mit dem umgebenden Meerwasser in das Karbonat ihrer Schalen einbauen (WEFER & BERGER 1991), kann diese Methode erfolgreich genutzt werden, um die Wassertemperaturen zu rekonstruieren, bei denen die Schale gebildet wurde. Ist zusätzlich noch ein Temperaturprofil der in Frage kommenden Region vorhanden, kann somit die Wassertiefe ermittelt werden, in der die Schale gebildet wurde. Zur Beantwortung der Frage, in welcher Tiefe *Spirula* lebt, wurden deshalb unter anderem die Schalen lebend gefangener Tiere in den atlantischen Gewässern zwischen Fuerteventura und dem marokkanischen Festland analysiert (WARNKE et al. 2010). Die Ergebnisse der Sauerstoff-Isotope zeigten, dass die Tiere direkt nach dem Schlupf (Septum 1–9) bei Wassertemperaturen von etwa 8°C lebten. Danach wanderten die Jungtiere in wärmere Wasserbereiche von etwa 10–12°C ab (Septum 10-30). Die Isotopendaten der adulten Schalenabschnitte zeigten dann wieder abnehmende Temperaturen von etwa 8–10°C (Septum 30–31). Verknüpft man nun die bekannten Temperaturen mit einem Temperaturprofil der Wassersäule vor den Kanarischen Inseln, ergibt sich, dass die Jungtiere in ca. 800 m Wassertiefe geschlüpft sind. Dort verbleiben die frisch Geschlüpften für ca. 10–14 Wochen, unter der Annahme, dass alle 14 Tage ein neues Septum gebildet wird (WARNKE et al. 2010: Abb. 4). Danach erfolgt eine kontinuierliche Wanderung in wärmere Abschnitte bei etwa 350–400 m Wassertiefe. Dort verbringen die Tiere den längsten Lebensabschnitt bevor sie, vermutlich zum Ablegen von Eiern, wieder in tiefere Bereiche zwischen 550–600 m abwandern. Diese Daten gleichen in etwa den Isotopenanalysen, die an Strandfunden gemacht wurden (LUKENEDER et al. 2008; PRICE et al. 2009; WARNKE et al. 2010).

Mit den gewonnenen Erkenntnissen zur möglichen Wassertiefe, in der die Jungtiere schlüpfen, wird eine Ablage einzelner Eier oder großer Eimassen an der Wasseroberfläche nach dem Vorbild einiger Gastropoden unwahrscheinlich. Eine bodennahe Eiablage passt zu den Vorstellungen von BRUUN (1943) und NESIS (1987), die vermuteten, dass die Eier am Boden abgelaicht werden. Die Annahme, dass *Spirula* ihre Eier in tieferen Gefilden bodennah ablegt, wird auch durch die Beobachtung von CLARKE (1970) gestützt, der eine Konzentration sehr kleiner *Spirula*-Individuen (0,5 cm) in Wassertiefen von 1000–1750 m und etwas größere Tiere zwischen 600–700 m beobachtete.

Vergleichbar mit der Funktionsweise der *Nautilus*-Schale und sehr wahrscheinlich auch dem Ammoniten-Gehäuse dient die gekammerte *Spirula*-Schale, analog zur Schwimmblase der Fische, zum Ausgleich des Eigengewichts von Schale und Weichkörper. Die Aragonit-Schale hat einen Volumenanteil von ca. 8%, aber mit ihrer spezifischen Dichte (Aragonit = 2,6 g/cm^3) einen wesentlichen Anteil am Gesamtgewicht. Der Weichkörper hat nur eine unwesentlich höhere Dichte als das Meerwasser, weshalb dieser im Meerwasser nur ca. 3,6% des unter atmosphärischen Bedingungen gemessenen Gewichts anzeigt (DENTON & GILPIN-BROWN 1971). Im Gegensatz zu den *Nautilus*-Kammern mit bis zu 20 ml Volumen erreicht die größte *Spirula*-Kammer lediglich 2 ml Volumen (DENTON 1971). Der Kammerbau bei *Spirula* erfolgt nach DENTON et al. (1967) wie folgt: Zunächst wird die Schalenwand vorgebaut und anschließend ein neues Septum abgeschieden und verkalkt. Erst danach beginnt der Abpumpprozess der Flüssigkeit. Zu diesem Zeitpunkt ist die zuvor gebildete Kammer bereits vollständig geleert. Nur über den Sipho kann die zunächst in den Kammern enthaltene Flüssigkeit, die isosmotisch zum Meerwasser ist, abgepumpt werden. Das Abpumpen gelingt durch ein künstlich erzeugtes Konzentrationsgefälle der Salzionen zwischen Kammerflüssigkeit und Siphoblut. Die Kammerflüssigkeit enthält etwa 1/5 der Salzionenkonzentration verglichen mit der Konzentration des Siphoblutes. Das hat zur Folge, dass zunächst die Salzionen, dann die Flüssigkeit abtransportiert werden (DENTON 1973). Der durch das Abpumpen der Flüssigkeit erzeugte Unterdruck in der Kammer (0,8 atm und weniger) führt dazu, dass aus dem Siphonalblut Gas ausperlt (DENTON & GILPIN-BROWN 1971). Dieses Gas gibt dem Tier dann den erforderlichen ausgleichenden Auftrieb. Das Wachstum des Tieres (Gewichtszunahme) und der Vorbau des Gehäuses (Auftrieb) sind offensichtlich streng synchronisiert. Mit diesem einfachen osmotischen Prinzip ist ein Abpumpen jedoch nur in Tiefen oberhalb von 200 m möglich. *Spirula* hält sich aber die meiste Zeit in Tiefen >200 m auf. Erklärbar wird die Differenz zwischen tatsächlichem Lebensraum und theoretischer, maximaler Abpumptiefe durch einfache Osmose durch Annahme eines speziellen „Abpump-Gewebes“, in dem es zu deutlich höheren Salzkonzentrationen kommt und somit der osmotische Druck um ein Mehrfaches erhöht werden kann. Solch ein Gewebe wurde durch GREENWALD et al. (1982) für *Nautilus* beschrieben. Hierdurch wird es vermutlich auch *Spirula* möglich, ohne weitere Energie aufzuwenden, stabil in einer bestimmten Position innerhalb der Wassersäule schwebend zu verharren.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

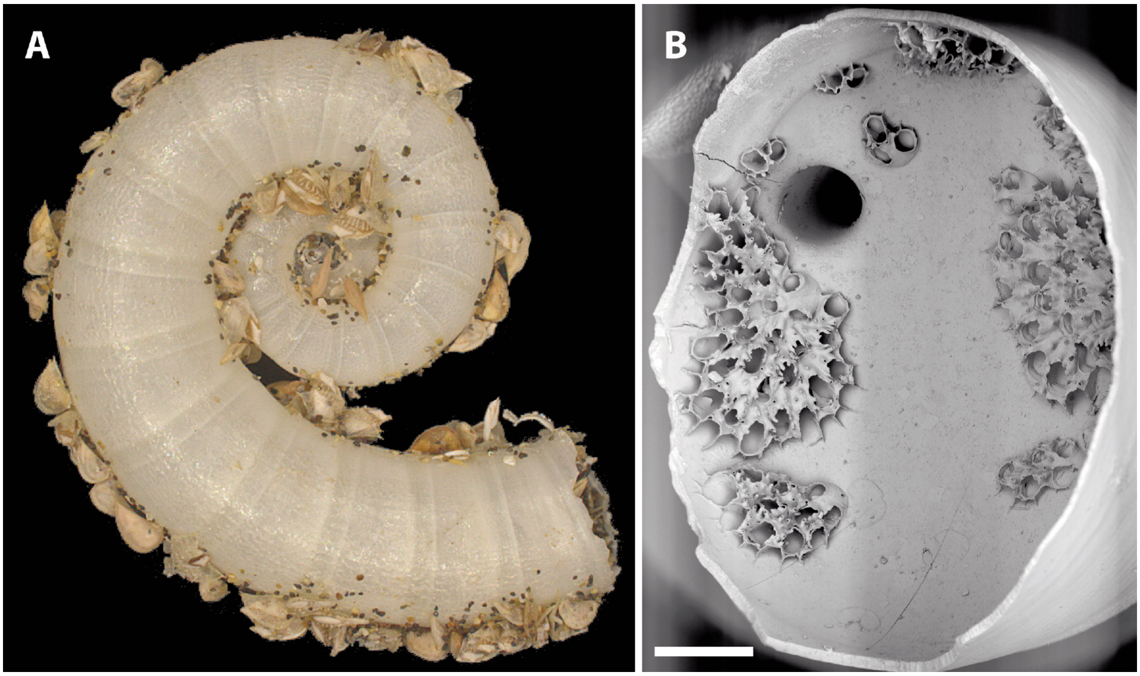


Abb. 8: (**A**) *Spirula*-Schale von ca. 16,5 mm Durchmesser mit beidseitig auftretendem postmortalen Bewuchs durch Entenmuscheln (Cirripedia), der erfolgt sein muss, während die leere Schale an der Meerwasser-Oberfläche trieb (leg. J. SCHULTZ, Bonn). (**B**) Mehrere Kolonien der membraniporiden Bryozoe *Jellyella eburnea* (HINCKS) inkrustieren das Innere der Wohnkammer (Kammerdurchmesser ca. 5,4 mm) (leg. und REM-Aufnahme J. HARTMANN, Hamburg, Maßstab = 1mm).

Je mehr Kammern gebildet werden, desto stärker füllen sich die kleinsten Kammern wieder mit Flüssigkeit. So zeigten DENTON & GILPIN-BROWN (1971), dass bei 30 Kammern die letztgebildeten drei Kammern kaum Flüssigkeit enthielten, die darauffolgenden 18 Kammern keine, und die kleinsten Kammern wieder zunehmende Mengen an Flüssigkeit enthielten – die ersten bzw. kleinsten fünf Kammern sogar komplett gefüllt waren. Berücksichtigt man, dass die Schale lediglich 8% des Gesamtvolumens ausmacht und trotzdem die Gewichts- bzw. Auftriebsregulierung gelingt, dann ist dieses hydrostatische System sehr effizient. Da nur sehr geringe Mengen von Flüssigkeiten reguliert werden müssen, um ein positives oder negatives Schwimmgleichgewicht zu erreichen, liegt es nahe, dass *Spirula* die täglichen vertikalen Migrationsbewegungen mit Unterstützung dieses Auftriebsorgans bewerkstelligt bzw. unterstützend zum Rückstoßprinzip einsetzt. BANDEL & STINNESBECK (2006) beschreiben ferner, dass die permeable Zone des Siphos genau so lang wie die Kammer selbst und daher die Kammerflüssigkeit über die volle Länge in Kontakt mit dem Sipho steht. Die Flüssigkeit kann daher aktiv ab- und zurückgepumpt werden. Vermutlich wird die Vertikalbewegung aber auch einfach durch Gewichtsveränderungen des Tieres stark beeinflusst. Nach dem Fressen ist das Tier schwer und nach vollendeter Verdauung wieder leicht (BANDEL & STINNESBECK 2006).

Allerdings ist bis heute ungeklärt, wie lange es dauert, bis eine neugebildete Kammer vollständig leergepumpt ist und in welchem Maße *Spirula* auch in der Lage ist, Flüssigkeit in die Kammern zurückzufluten. Die vertikale Differenz zwischen der Tag- und Nachtposition von 300–600 m wird in mehreren Stunden zurückgelegt (CLARKE 1969; NIXON & YOUNG 2003).

Bei der Fortbewegung nach dem Rückstoß-Prinzip wird Wasser in die höhlenartige Erweiterung des Mantels eingeströmt und durch Zusammenpressen der kräftigen Mantelmuskulatur durch einen frei beweglichen Trichter wieder herausgepresst. Wird der Trichter beim Herauspressen nach unten gerichtet, bewegt sich das Tier aufwärts und umgekehrt. Da das Innengehäuse mit seinen gasgefüllten Kammern als Auftriebsorgan am adoralen/posterioren Körperende liegt, lebt *Spirula* vermutlich die meiste Zeit kopfüber schwebend in der Wassersäule. Aber auch kurzfristige Wechsel dieser Position (bis zu 1h) wurden an Lebendfängen beobachtet (pers. Beob. KW; mdl. Mitt. CLARKE *in* DENTON et al. 1967).

Spirula ernährt sich wahrscheinlich zum Großteil von pelagischen Crustaceen (Copepoden, Ostracoden und anderen), da KERR (1931), NIXON & DILLY (1977) und YOUNG (1977) bei Untersuchungen der Mageninhalte hauptsächlich Reste, zum Teil aber auch ganze Individuen davon gefunden haben. NIXON & YOUNG (2003) berichten vom Mageninhalt eines präparierten Tieres, der Copepoden und Ostracoden als Nahrungsreste enthält. Dieses wurde durch den Nachweis bestimmter Sterole, die charakteristisch für pelagische Crustaceen sind, bei *Spirula* bestätigt (BALLANTINE et al. 1981). Nach BALLANTINE et al. (1981) kommen auch andere Crustaceen als Nahrung in Frage (Euphausiden, kleine Decapoden und Mysiden). Die Größe von *Spirula* spricht dafür, dass größere Nahrung nicht in Frage kommt und die diurnalen Wanderungen fallen in den Bereich der meist pelagischen Crustaceen. Da Hinweise auf Phytoplankton oder Nicht-Crustaceen als Nahrung

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

fehlen, ist *Spirula* bei der Nahrungsaufnahme auf oben genannte Crustaceen spezialisiert (BALLANTINE et al. 1981). Daher erscheint die Angabe von LUKENEDER et al. (2008), dass auch andere Mollusken von *Spirula* gefressen werden, als unwahrscheinlich. Mit Hilfe der Analyse von Stickstoffisotopen kamen OHKOUCHI et al. (2012) zu dem Ergebnis, dass sich *Spirula* von Detritus und Zooplankton, zu dem auch die Larvenstadien sämtlicher Crustaceen zählen, ernährt.

Pathologien

Da von *Spirula* selbst kaum fossile Funde vorliegen, sind pathologische Veränderungen des Innengehäuses bisher nur von rezenten Vertretern bekannt. Bisher sind auch nur solche pathologischen Veränderungen bekannt geworden, die eine endogene Ursache haben, nicht jedoch solche durch Räuberattacken hervorgerufene anomale Veränderungen der Gehäuse. Zu diesen endogen verursachten Veränderungen gehören missgebildete Protoconche, die statt kugelig mützenförmig erscheinen. Inwiefern stark asymmetrische Gehäuse pathologisch bedingt sind, ist zurzeit unklar. Lokale Auflagerungen von sekundärem Aragonitmaterial im Bereich der letzten Kammern führen zu wulstigen Phänomenen und wurden von KEUPP (2012) als „Kallusbildung" beschrieben. KEUPP (2012) führt diese auf besondere Belastungen des Kopfretraktormuskels zurück. Die Ursache für Schalenkonkretionen zwischen der äußeren und inneren Schalenschicht sieht KEUPP (2012) in einem möglichen Parasitenbefall und vergleicht sie mit ähnlichen Phänomenen, den Schalenperlen, bei Ammoniten (KEUPP 1987). Eine weitere pathologische Erscheinung betrifft die Ausbildung der oben beschriebenen Ansatznarbe auf der dem Sipho gegenüberliegenden Dorsalseite. Die sonst rechteckig bis quadratisch ausgebildet Ansatznarbe war in einem Fall pentagonal im Umriss und um ca. 20° gedreht (KEUPP 2012). *Spirula* ist aber auch ganz klar Beute anderer Organismen z.B. Seeschwalben (LONGLEY 1930) und anderen Seevögeln wie dem Petrel (Langflügel-Sturmvogel) und dem Albatross (IMBER 1973) sowie dem Gelbflossen-Thunfisch (OKUTANI & SUZUKI 1975; LANSDELL & YOUNG 2007) und Cephalopoden, z.B. *Illex argentinus* (SANTOS & HAIMOVICI 2002).

Postmortale Prozesse

Die Besiedelung von an der Wasseroberfläche flottierenden, leeren *Spirula*-Gehäusen durch Epöken erfolgte erst nach dem Tod. Epöken sind Organismen, die auf anderen hartteiltragenden Organismen sowie unbelebtem Hartgrund siedeln. Wie oben beschrieben, erzeugt die gekammerte Innenschale von *Spirula* einen positiven Auftrieb und nivelliert so das Eigengewicht von Schale und Weichkörper. Stirbt das Tier ab, wird nach und nach der Weichkörper zersetzt, und die Schale löst sich aus der sich zersetzenden toten Weichkörperhülle. Das Herauslösen der Schale geht einher mit dem Gewichtsverlust des Weichkörpers, womit die Auftriebskraft der Schale überwiegt und diese an die Wasseroberfläche auftreibt. Solange sich die Schale in der Körperhülle befindet, füllen sich deren Kammern auch bei höherem Druck nicht mit Flüssigkeit, dies kann erst geschehen wenn sich der Körper von der Schale gelöst hat (DENTON & GILPIN-BROWN 1971). Mit dem Lösen der Schale aus dem Weichkörper stellt die Schale ein potentiell zu besiedelndes Hartsubstrat für Epöken dar (Abb. 8). Fälle, in denen ein *Spirula*-Gehäuse durch Rankenfußkrebse (Cirripedia: Thoracia) der Art *Lepas anatifera* besiedelt wurden, berichten MCGINTY (1955), DAUPHIN (1979a) und DONOVAN (1989), Bewuchs mit Algen und Bryozoen berichtet DAUPHIN (1979b) von Strandfunden auf Mauritius. Genauere Untersuchungen des Bryozoenbewuchses unter anderem von *Spirula*-Schalen ergab, dass es sich um eine neue Gattung (*Jellyella*) aus der Gruppe der Membraniporiden handelt, die sich auf die Besiedelung pseudoplanktonischer Molluskenschalen und Algen spezialisiert hat (TAYLOR & MONKS 1997). Von der Außenschale des rezenten *Nautilus* sind Fälle bekannt, bei denen die Schale bereits zu Lebzeiten durch eine Vielzahl unterschiedlicher Epöken, z.B. Bryozoen, Foraminiferen, Korallen, Polychaeten, Cirripedia, Muscheln und Schwämme, besiedelt wurde (LANDMAN et al. 1987). Die Verbreitung leer aufgefundener *Spirula*-Gehäuse kann für eine naturgetreue Abbildung des Lebensraumes nicht herangezogen werden, da die leeren Schalen mit positivem Auftrieb ähnlich wie leere *Nautilus*-Gehäuse mehrere Monate im Meerwasser treiben und dabei mehrere 100 km durch Meeresströmungen verdriftet werden können (LUKENEDER et al. 2008; PRICE et al. 2009). So berichtet GIRARD (1892) über *Spirula*-Schalen von mediterranen Küstenabschnitten bei Tunis, Spanien und den Balearen, die mit der Strömung durch die Meerenge von Gibraltar transportiert worden sein müssen, da aus dem Mittelmeer bisher keine lebende *Spirula* gesichtet wurde (NAEF 1923).

Dank

Die Autoren bedanken sich bei J. A. SCHULTZ (Steinmann Institut Bonn) für die tatkräftige Unterstützung bei der Erstellung der Abb. 7 und 8 sowie für das Überlassen des in Abb. 8 abgebildeten Exemplars. Herr E. RYBACKI (GFZ Potsdam) scannte für uns die Schalen der in Abb. 5 und 6 gezeigten Exemplare, und Herr R. LEMANIS (Ruhr-Universität Bochum) half bei der Visualisierung.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

References

Appellöf A. (1893): Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studium über den Bau und das Wachstum. — Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. **25** (7): 1-106.

Ballantine J.A., Roberts J.C. & R.J. Morris (1981): Sterols of the cephalopod *Spirula spirula*. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **61**: 843-850.

Bandel K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — Facies **7**: 1-198.

Bandel K. (1990): Cephalopod shell structure and general mechanisms of shell formation. — In: Carter J.G. (Ed.), Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. 1. American Geophys. Union, Short Course Geol. Ser. **5**: 97-115.

Bandel K. & S.v. Boletzky (1979): A comparative study of structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. — Veliger **21**: 313-354.

Bandel K. & W. Stinnesbeck (2006): *Naefia* Wetzel 1930 from the Quiriquina formation (Late Maastrichtian, Chile): Relationship to modern *Spirula* and ancient Coleoidea (Cephalopoda). — Acta Univ. Carolinae, Geol. **49**:21-32.

Bizikov V.A. (2008): Evolution of the shell in Cephalopoda. — Russian Federal Research Institute of Fisheries and OCeanography (VNIRO), Moskau. [In Russisch]

Blainville H.-M. de (1839): — Sur l'Animal de la Spirule: 82-85.

Boettger C.R. (1952): Die Stämme des Tierreichs in ihrer systematischen Gliederung. — Abh. Braunschw. Wissenschaftl. Ges. **4**: 238-300.

Boletzky S.V. (1999): Breve Mise Au Point Sur La Classification Des Cephalopodes Actuels. — Bull. Soc. Zool. Fr. **124** (3): 271-278.

Branco W. (1880): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden Theil 2. — Palaeontographica **27** (3): 13-81.

Bruun A.F. (1943): The biology of *Spirula spirula* (L.). — Dana Rep. **24**: 1-44.

Carpenter P.P. (1861): Lectures on Mollusca; or „Shell-Fish" and their allies. — Washington.

Chun C. (1910): *Spirula australis* Lam. — Ber. Math.-Phys. Kl. K. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig **62**: 171-188.

Chun C. (1915): Die Cephalopoden. 2. Teil: Myopsida, Octopoda. — Wissenschaftl. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Exped. „Valdivia" 1898-1899 **18**: 311-552.

Clarke M.R. (1969): Cephalopoda collected on the SOND cruise. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **49**: 961-976.

Clarke M.R. (1970): Growth and development of *Spirula spirula*. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **50**: 53-64.

Clarke M.R. (1978): The cephalopod statolith – an introduction to its form. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **58**: 701-712.

Clarke M.R. (2003): Potential of statoliths for interpreting coleoid evolution: a brief review. — Berliner Paläobiol. Abh. **3**: 37-47.

Crickmay C.H. (1925): The Discovery of the Prosiphon in Cretaceous Ammonites from California, with Remarks Upon the Function of the Organ. — American J. Sci. **9**: 229-232.

Dauphin Y. (1976): Microstructure des coquilles de Céphalopodes. I. *Spirula spirula* L. (Dibranchiata, Decapoda). — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3ème ser. 382: Sci. Terre **54**: 197-238.

Dauphin Y. (1979a): Contribution à l étude de la formation des gisements de Céphalopodes I. Les coquilles de Spirules (Dibranchiata) de Nouvelle Calédonie. — Cah. Indo-pacifique **1** (2): 165-194.

Dauphin Y. (1979b): Contribution à l étude de la formation des gisements de Céphalopodes II. Les coquilles de Spirules (Dibranchiata, Cephalopoda) de l ile Maurice (Océan Indien). — Cah. Indo-pacifique **1** (3): 335-351.

De Baets K., Klug C., Korn D. & N.H. Landman (2012): Early evolutionary trends in ammonoid embryonic development. — Evolution **66** (6): 1788-1806.

Denton E.J. (1971): Examples of the use of active transport of salts and water to give buoyancy in the sea. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. **262**: 277-287.

Denton E.J. (1973): On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. **185**: 273-299.

Denton E.J. & J.B. Gilpin-Brown (1971): Further observations on the buoyancy of *Spirula*. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **51**: 363-373.

Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. & J.V. Howarth (1967): On the buoyancy of *Spirula spirula*. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **47**: 181-191.

Doguzhaeva L.A., Mapes R.H. & H. Mutvei (1999): A Late Carboniferous spirulid coleoid from the Southern Mid-Continent (USA). — In: Olóriz F. & F. Rodriguez-Tovar (Eds), Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods. New York, Kluwer Academic, Plenum Press: 47-57.

Donovan S.K. (1989): Taphonomic significance of the encrustation of the dead shell of recent *Spirula spirula* (Linné) (Cephalopoda: Coleoidea) by *Lepas anatifera* Linné (Cirripedia: Thoracica). — J. Paleont. **63** (5): 698-702.

d'Orbigny A. (1843): Mollusques vivants et fossiles ou description des toutes les espéces de coquilles et de Mollusques, classés suivant leur distribution géologique et géographique. — Privatpublikation, Paris.

Dunstan A.J., Ward P.D. & N.J. Marshall (2011a): Vertical distribution and migration patterns of *Nautilus pompilius*. — PLoS One **6** (2): e16311. doi:10.1371/journal.pone.0016311

Dunstan A.J., Ward P.D. & N.J. Marshall (2011b): *Nautilus pompilius* life history and demographics at the Osprey Reef Seamount, Coral Sea, Australia. — PLoS One **6** (2): e16312. doi: 10.1371/journal.pone.0016312

Engeser T. (1990): Phylogeny of the fossil coleoid Cephalopoda (Mollusca). — Berliner Geowissensch. Abh. **124**: 123-191.

Etches S., Clarke J. & J. Callomon (2009): Ammonite eggs and ammonitellae from the Kimmeridge Clay formation (Upper Jurassic) of Dorset, England. — Lethaia **42**: 204-217.

Fuchs D., Keupp H., Trask P. & K. Tanabe (2012): Taxonomy, morphology and phylogeny of Late Cretaceous spirulid coleoids (Cephalopoda) from Greenland and Canada. — Palaeontology **55** (2): 285-303.

Girard A.A. (1892): Les céphalopodes des îles Açores et de l'île de Madère. — J. Sc. Math. Phys. Nat. Lisboa, sér. 2 **1**: 1-11.

Gray J.E. (1845): On the animal *Spirula*. — Ann. Mag. Nat. Hist. **15**: 257-260.

Greenwald L., Cook C.B. & P.D. Ward (1982): The structure of the chambered *Nautilus* siphuncle: the siphuncular epithelium. — J. Morphol. **172**: 5-22.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Haas W. (2003): Trends in the evolution of the Decabrachia. — Berliner Paläobiol. Abh. **3**: 113-129.

Haimovici M., Costa P.A.S., Santos R.A., Martins A.S. & G. Olavo (2007): Composição de espécies, distribuição e abundância de cefalópodes do talude da região central do Brasil. — In: Costa P.A.S., Olavo G. & Martins A.S. (Eds): Biodiversidade da Fauna Marinha Profunda na Costa Central Brasileira. Museu Nacional (Série Livros n. 24), Rio de Janeiro: 109-132.

Haring E., Kruckenhauser L & A. Lukeneder (2012): New DNA sequence data on the enigmatic *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758) (Decabrachia, suborder Spirulina). — Ann. Naturhist. Mus. Wien, B **113**: 37-48.

Hayward B.W. (1976): *Spirula* (Sepioidea: Cephalopoda) from the Lower Miocene of Kaipara Harbour, New Zealand (Note). — New Zealand J. Geol. Geophys. **19** (1): 145-147.

Herring P.J., Clarke M.R., Boletzky S.v. & K.P. Ryan (1981): The light organs of *Sepiola atlantica* and *Spirula spirula* (Mollusca: Cephalopoda): bacterial and intrinsic systems in the Order Sepioidea. — J. Mar. Biol. Ass. U.K. **61**: 901-916.

Huxley T.H. & P. Pelseneer (1895): Report on the specimen of the genus *Spirula* Collected by H.M.S. „Challenger". — Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger, Zool. **83**: 1-32.

Imber M.J. (1973): The food of grey-faced petrels (*Pterodroma macroptera gouldi* (Hutton)), with special reference to diurnal vertical migration of their prey. — J. Animal Ecol. **42**: 645-662.

Jacobs D.K. & N.H. Landman (1993): *Nautilus* – a poor model for the function and behavior of ammonoids? — Lethaia **26**: 101-111.

Jacobs D.K. & N.H. Landman (1994): *Nautilus* – model or muddle? — Lethaia **27**: 95-96.

Jereb P. & C.F.E. Roper (2005): Cephalopods of the World. An annotated and illustrated catalogue of Cephalopod species known to date. — FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Rom.

Kerr J.G. (1931): Notes upon the Dana specimens of *Spirula* and upon certain problems of cephalopod morphology. — The Danish „Dana"-Expeditions 1920-22 in the North Atlantic and the Gulf of Panama **1931**: 1-36.

Keupp H. (1987): Perlen (Schalenkonkretionen) bei Dactylioceraten aus dem fränkischen Lias. — Natur u. Mensch, Jahresmitt. Naturhist. Ges., Nürnberg **1986**: 97-102.

Keupp H. (2000): Ammoniten – Paläobiologische Erfolgsspiralen. — Jan-Thorbecke-Verlag, Stuttgart.

Keupp H. (2012): Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden. — Berliner Paläobiol. Abh. **12**: 1-390.

Kröchert J., Maurer H. & E. Buchner (2008): Fossil beaches as evidence for significant uplift of Tenerife, Canary Islands. — J. African Earth Sci. **51** (4): 220-234.

Kröger B. & R.H. Mapes (2007): On the origin of bactritoids (Cephalopoda). — Paläont. Zeitschr. **81** (3): 316-327.

Kruta I., Landman N.H., Rouget I., Cecca F., P. Tafforeau (2011): The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. — Science **331**: 70-72.

Lamarck J.B.P.A. (1799): Prodrome d une nouvelle classification des coquilles. — Mém. Soc. Hist. Natur. Paris **1**: 63-91.

Landman N.H., Saunders W.B., Winston J.E. & P.J. Harries (1987): Incidence and kinds of epizoans on the shells of live *Nautilus*. — In: Saunders W.B. & N.H. Landman (Eds), *Nautilus*. Plenum Press, New York: 163-177.

Lansdell M. & J. Young (2007): Pelagic cephalopods from eastern Australia: species composition, horizontal and vertical distribution determined from the diets of pelagic fishes. — Rev. Fish. Biol. Fisheries **17**: 125-138.

Lehmann U. (1967): Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben. — Paläont. Zeitschr. **41**: 38-45.

Lindgren A.R., Giribet G. & M.K. Nishiguchi (2004): A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca). — Cladistics **20**: 454-486.

Linné C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. — Holmiae.

Longley W.H. (1930): Food of the Terns of the Dry Tortugas. — Nature **126** (3184): 337-339.

Lönnberg E. (1896): Notes on *Spirula reticulata* Owen and its phylogeny. — In: Hulth J.M. (Ed.), Zoologiska Studier. Festskrift W. Lilljeborg tillegnad pah ans attionde fodelsedag af Svenska Zoologer, Uppsala: 99-119.

Lukeneder A., Harzhauser M., Müllegger S. & W.E. Piller (2008): Stable isotopes (^{18}O and ^{13}C) in *Spirula spirula* shells from three major oceans indicate developmental changes paralleling depth distributions. — Mar. Biol. **154**: 175-182.

Lukeneder A., Harzhauser M., Müllegger S. & W.E. Piller (2010): Ontogeny and habitat change in Mesozoic cephalopods revealed by stable isotopes (^{18}O and ^{13}C). — Earth Planet. Sci. Lett. **296**: 103-114.

Martin A.W., Catala-Stucki I. & P.D. Ward (1978): The growth rate and reproductive behaviour of *Nautilus macromphalus*. — N. Jahrb. Geol. Paläont., Abh. **156**: 207-225.

McGinty T.L. (1955): *Spirula spirula*, a remarkable find. — The Nautilus **69** (1): 35.

Munier-Chalmas M. (1873): Sur le dévelopment du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologiques des Ammonites avec les Spirules. — Compt. Rend. Hebdomadaires des Séances Acad. Sci. **77**: 1557-1559.

Mutvei H. (1964): On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non cephalopod molluscs. — Ark. Zool. **16** (14): 223-278.

Mutvei H. (1970): Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. — Biomineral. Res. Rep. **2**: 49-72.

Mutvei H. & D.T. Donovan (2006): Siphuncular structure in some coleoids and recent *Spirula*. — Palaeontology **49** (3): 685-691.

Mutvei H. & R.A. Reyment (1973): Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. — Palaeontology **16**: 623-636.

Naef A. (1923): Fauna and Flora of the Bay of Naples. Monograph 35, Part 1, Vol. 1. — Smithsonian Institute Libraries, Washington, DC.

Naef A. (1928): Die Cephalopoden (Embryologie). Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Monographie 35, Teil 1, Vol. 2. — Verlag R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Neige P. & K.M. Warnke (2010): Just how many species of *Spirula* are there? A morphometric approach. — In: Tanabe K., Shigeta Y., Sasaki T. & H. Hirano (Eds), Cephalopods Present and Past. Tokai University Press, Tokio: 77-84.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

NESIS K.N. (1987): Cephalopods of the World. Squids, cuttlefishes, octopuses and allies. — TFH Publication, Neptune City, New Jersey.

NIXON D. & P.N. DILLY (1977): Sucker surfaces and prey capture. — In: NIXON M. & J.B. MESSENGER (Eds), The Biology of Cephalopods. Symp. Zool. Soc. London **38**: 447-511.

NIXON M. & J.Z. YOUNG (2003): The Brains and Lives of Cephalopods. — Oxford University Press, New York.

NORMAN M. (2000): Cephalopods, a world guide. — ConchBooks, Hackenheim.

OKUTANI T. & K. SUZUKI (1975): Concurrence of bathypelagic *Spirula spirula* and epipelagic *Argonauta boettgeri* in stomach contents of a yellowfin tuna from the Indian Ocean. — Jap. J. Malac. (Venus) **34** (1-2): 49-51.

OHKOUCHI N., TSUDA R., CHIKARAISHI Y. & K. TANABE (2012): A preliminary estimate of the trophic position of the deep-water ram's horn squid *Spirula spirula* based on the nitrogen isotopic composition of amino acids. — Mar. Biol. **160**: 773-779.

OWEN R. (1879): Supplementary observations on the anatomy of *Spirula australis* LAM. — Ann. Mag. Nat. Hist. **13**: 1-16.

PRICE G.D., TWITCHETT R.J., SMALE C. & V. MARKS (2009): Isotopic analysis of the life history of the enigmatic squid *Spirula spirula* with implications for studies of fossil cephalopods. — Palaios **24**: 273-279.

REYMENT R.A. (1980): Floating orientation of cephalopod shell models. — Palaeontology **23**: 931-936.

SANTOS R.A. & M. HAIMOVICI (2002): Cephalopods in the trophic relations off southern Brazil. — Bull. Mar. Sci. **71** (2): 753-770.

SAUNDERS W.B. & P.D. WARD (1994): *Nautilus* is not a model for the function and behaviour of ammonoids. — Lethaia **27**: 47-48.

SCHMIDT J. (1922): Live specimens of *Spirula*. — Nature **110** (2271): 788-790.

SEMENIUK V. & D.P. JOHNSON (1982): Recent and Pleistocene beach/dune sequences, Western Australia. —Sed. Geol. **32**: 301-328.

STRUGNELL J., NORMAN M., JACKSON J., DRUMMOND A.J. & A. COOPER (2005): Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) using a multigene approach; the effect of data partitioning on resolving phylogenies in a Bayesian framework. — Molec. Phylogen. Evol. **37**: 426-441.

SWEENEY M.J., ROPER C.F.E., MANGOLD K.M., CLARKE M.R. & S.V. BOLETZKY (1992): „Larval" and Juvenile Cephalopods: A Manual for their Identification. — Smithsonian Institution Press, Washington DC.

TANABE K., FUKUDA Y. & I. OBATA (1980): Ontogenetic development and functional morphology in the early growth-stages of three Cretaceous ammonites. — Bull. Sci. Mus., Ser. C, Geol. Paleont. **6**: 9-26.

TAYLOR P.D. & N. MONKS (1997): A new cheilostome bryozoan genus pseudoplanktonic on molluscs and algae. — Invertebr. Biol. **116** (1): 39-51.

TOMIDA S. & J. ITOIGAWA (1981): *Spirula mizunamiensis*, a new fossil Sepiida from the Miocene Mizunami Group, Central Japan. — Bull. Mizunami Fossil Mus. **8**: 21-24.

WARNKE K.M. (2007): On the species status of *Spirula spirula* (LINNÉ, 1758) (Cephalopoda): a new approach based on divergence of amino acid sequences between the Canaries and New Caledonia. — In: LANDMAN N.H., DAVIS R.A. & R.H. MAPES (Eds), Cephalopods Present and Past – New Insights and Fresh Perspectives. Springer Verlag, Dordrecht: 144-155.

WARNKE K.M. & S.V. BOLETZKY (2009): The „ventral rib" of the shell in *Spirula* (Cephalopoda, Coleoidea): a cryptic rostrum? — Berliner Paläobiol. Abh. **10**: 357-359.

WARNKE K.M. & H. KEUPP (2005): *Spirula* – a window to the embryonic development of ammonoids? Morphological and molecular indications for a palaeontological hypothesis. — Facies **51**: 65-70.

WARNKE K.M., MEYER A., EBNER B. & B. LIEB (2011): Assessing divergence time of Spirulida and Sepiida (Cephalopoda) based on hemocyanin sequences. — Molec. Phylogen. Evol. **58**: 390-394.

WARNKE K.M., OPPELT A. & R. HOFFMANN (2010): Stable isotopes during ontogeny of *Spirula* and derived hatching temperatures. — Ferrantia **59**: 191-201.

WEFER G. & W.H. BERGER (1991): Isotope paleontology: growth and composition of extant calcareous species. — Mar. Geol. **100**: 207-248.

YOUNG R.E. (1977): Brain, behavior and evolution of cephalopods. — In: NIXON M. & J.B. MESSENGER (Eds), The Biology of Cephalopods. Symp. Zool. Soc. London **38**: 377-434.

YOUNG J.Z. (1989): The Angular acceleration receptor system of diverse Cephalopods. — Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. **325** (1227): 189-237.

YOUNG R.E. & M.J. SWEENEY (2002): Taxa associated with the family Spirulidae OWEN, 1836. — Tree of Life, web projekt, http://tolweb.org/accessory/Spriulidae_Taxa?acc_id=2337.

René HOFFMANN
Ruhr-Universität Bochum
Institut für Geologie, Mineralogie und Geophysik
Branch Palaeontology
Universitätsstraße 150
44801 Bochum, Germany
E-Mail: Rene.Hoffmann@rub.de

Kerstin WARNKE
Freie Universität Berlin
Geologische Wissenschaften
Fachrichtung Paläontologie
Malteserstrasse 74-100, Haus D
12249 Berlin, Germany
E-Mail: spirula@web.de